

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

E.A.P. DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Dieta y relaciones tróficas en la comunidad de
didélfidos en la selva baja del noreste del Perú**

TESIS

para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología

AUTOR:

Edith Salas Pérez

ASESOR:

Víctor Pacheco Torres

Lima – Perú

2011

A la vida =)

AGRADECIMIENTOS

A Víctor Pacheco Torres Ph.D., profesor, asesor y amigo, quien fue además responsable y coordinador en Perú del Proyecto de Investigación “Efecto de la Deforestación Neotropical en la Ecología de los Arbovirus” (Convenio con la Universidad de Texas y UNMSM durante el 2001-2005) bajo el cual se desarrolló la etapa de campo de este proyecto.

A los miembros de jurado revisor de la tesis integrado por mis estimados profesores Irma Franke, Carlos Paredes y Pedro Huamán por sus comentarios y sugerencias.

Al Steve Yanoviak coordinador del trabajo de campo en Iquitos que me facilitó la colecta de los estómagos de marsupiales y a los colaboradores del trabajo de campo.

A los investigadores de los departamentos de Entomología, Herpetología, Botánica y Helminatología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos que permitieron la determinación de algunos taxa en sus respectivos grupos de experticia e interés.

A los investigadores de Brasil, especialmente a Ricardo Santori, por su disponibilidad para compartir y enviar muchas de las publicaciones aquí utilizadas y citadas.

A Sergio Solari, Ph.D. por sus recomendaciones y comentarios a lo largo de la tesis, a Kesber Angulo por su apoyo en la base estadística, a mis amigos y colegas del museo de Historia Natural de la UNMSM por su espíritu colaborador y amistad.

A Carlos Tello y Cecilia Barriga por el ordenamiento de las muestras en el proceso de catalogación a la colección científica del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de la UNMSM.

A toda mi familia, en especial a mis padres, profesión más noble que Dios os encargo; a mi hermana Isabel y a mi queridísimo sobrino Sebastián.

ÍNDICE DE CONTENIDO

Índice	i
Lista de Tablas	iii
Lista de Figuras	iv
Resumen	vi
Abstract	vii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	3
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	5
4. MATERIALES Y MÉTODOS	6
6.1. Área de estudio	6
6.2. Materiales	9
6.2.1. Material biológico	9
6.2.2. Material de campo	9
6.2.3. Material y equipo de laboratorio	9
6.3. Metodología	11
6.3.1. Muestreo de mamíferos no voladores	11
6.3.2. Análisis de los contenidos estomacales	11
6.3.3. Análisis estadístico	13
5. RESULTADOS	16
5.1. Composición de la dieta	16
5.2. Hábitos alimenticios	24
5.3. Variación trófica en la comunidad de didélfidos	28
5.3.1. Variación intraespecífica	28
5.3.2. Variación interespecífica	29
5.4. Variación de la dieta entre épocas	30
5.5. Comparación de la dieta entre hábitats	30

5.6. Uso y sobreposición en el uso de recursos	32
6. DISCUSIÓN	34
6.1. Composición de la dieta	34
6.2. Hábitos alimenticios	36
6.3. Variación trófica en la comunidad de didélfidos	37
6.3.1. Variación intraespecífica	37
6.3.2. Variación interespecífica	38
6.4. Variación de la dieta entre épocas	39
6.5. Comparación de la dieta entre hábitats	40
6.6. Uso y sobreposición en el uso de recursos	40
7. CONCLUSIONES	42
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de contenidos estomacales analizados por años y épocas de colecta de cuatro especies de marsupiales.	17
Tabla 2. Composición de la dieta de cuatro especies de marsupiales de los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú. Se incluye el total de ocurrencias y la frecuencia en porcentaje (en paréntesis).	18
Tabla 3. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas en cuatro especies de marsupiales.	25
Tabla 4. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por <i>Philander andersoni</i> según edad, sexo y época.	25
Tabla 5. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por <i>Philander opossum</i> según edad, sexo y época.	27
Tabla 6. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por <i>Metachirus nudicaudatus</i> según edad, sexo y época.	27
Tabla 7. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por <i>Philander opossum</i> en los diferentes tipos de hábitat.	31
Tabla 8. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por <i>Didelphis marsupialis</i> en los diferentes tipos de hábitats.	31
Tabla 9. Amplitud de nicho para cuatro especies de marsupiales en un hábitat tipo bosque.	33
Tabla 10. Valores de los índices de sobreposición para pares de especies de cuatro marsupiales.	33

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa del área de estudio, región sur de Iquitos, Perú; tomado de Willig et al. (2007). 7
- Figura 2.** Los tres tipos de hábitat donde se realizaron las colectas en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta. (A) Chacra típica de 3 años de cultivos con una mixtura de yuca, plátano y piña. (B) Purma característica de bosque joven y de denso crecimiento, característico con vegetación < 10 cm dbh y < 10 m de alto. (C) Bosque maduro que generalmente tiene una mayor apertura y sombreado que las purmas y una canopia de árboles alto, muchos de los cuales son > 30 m de altura. 8
- Figura 3.** Especies de marsupiales (A) *Philander andersoni*, (B) *Philander opossum*, (C) *Metachirus nudicaudatus* y (D) *Didelphis marsupialis* (capturados en Trampas Tomahawk) en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta. 10
- Figura 4.** Frecuencia de ocurrencia de Invertebrata encontrado en los estómagos de *Philander andersoni* en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú. 19
- Figura 5.** Frecuencia de ocurrencia de Invertebrata encontrado en los estómagos de *Philander opossum* en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú. 21
- Figura 6.** Frecuencia de ocurrencia de Invertebrata encontrado en los estómagos de *Metachirus nudicaudatus* en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú. 21

Figura 7. Frecuencia de ocurrencia de Invertebrata encontrado en los estómagos de *Didelphis marsupialis* en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú.

RESUMEN

Se estudió la dieta de cuatro especies de marsupiales didélfidos, *Philander andersoni*, *P. opossum*, *Metachirus nudicaudatus* y *Didelphis marsupialis* en los bosques húmedos de los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, Loreto, Perú, mediante el análisis de sus contenidos estomacales. El análisis de los datos incluyó comparaciones intraespecíficas a nivel de edad y sexo, y comparaciones interespecíficas a nivel de época y hábitats; mediante análisis de varianza, los índices de amplitud y sobreposición de nicho. El consumo de insectos fue predominante en *M. nudicaudatus*, comprendiendo más del 60% del volumen de la dieta. Las diferencias significativas se encontraron a nivel intraespecífico según edad en *M. nudicaudatus* en el consumo de plantas, y a nivel interespecífico se observó que *P. opossum* consume Chilopoda y *M. nudicaudatus* consume Insecta a diferencia de las otras especies estudiadas, y no se encontró variación por época ni por hábitat. La mayor amplitud de nicho ocurrió en *D. marsupialis* (5.53) y la menor en *M. nudicaudatus* (2.1). Mientras que la sobreposición de nichos fue más alta entre las especies de *P. andersoni* y *M. nudicaudatus* (0.99). Las especies de marsupiales muestran algunas variaciones intraespecíficas e interespecíficas en sus hábitos alimenticios y por lo general usan los recursos similares disponibles, alimentándose de un alto porcentaje de Insecta, seguido de las categorías plantas y Vertebrata. Los resultados muestran algunas semejanzas con otros estudios realizado en el Neotrópico y constituyen el primer aporte a la historia natural de estas especies en Perú.

ABSTRACT

The natural diet of four didelphids marsupial species was studied; *Philander andersoni*, *P. opossum*, *Metachirus nudicaudatus* and *Didephis marsupialis* in the rainforest surrounding of the Iquitos-Nauta road, Loreto, Peru, through stomach contents analysis. The data analysis included intraespecific relationships (age and sex), and interspecific relationships (climatic season and habitat) comparisons, through variance analysis, niche breadth and overlap indices. The insect consumption was higher in *M. nudicaudatus*, showing more than 60% of the total diet volume. The statistically significant differences were found at the intraspecific relationship level according to the age in the plant consumption in *M. nudicaudatus*, and interspecific relationships differences were found for *P. opossum* which eats Chilopoda and *M. nudicaudatus* eats Insecta with respect the other species studied here. Variation in climatic season and habitat were not found in the studied species. *D. marsupialis* presented the largest niche breadth (5.53) and *M. nudicaudatus* the lowest (2.1). Meanwhile, the highest niche overlap occurred between *P. andersoni* and *M. nudicaudatus* (0.99). The species showed some intraspecific and interspecific variations in food habits, and generally use the same available resources, feeding at a high percentage of the Insecta category, followed by plants and Vertebrata categories. The results show similarities with another studies developed in the Neotropic and constitute the first contribution to the natural history of those species in Peru.

1. INTRODUCCIÓN

Una comunidad biológica está compuesta por un conjunto de poblaciones de especies que coexisten en un espacio definido que ofrece las condiciones ambientales necesarias para su supervivencia. Dentro de ella, algunas especies pueden llevar a cabo funciones similares o explotar el mismo recurso (Smith y Smith 2001); sin embargo, cada especie tiene sus propias relaciones alimentarias típicas con respecto a las otras, de modo que en una comunidad dada y en un momento determinado cada una de ellas ocupa un nicho alimenticio característico (Bennett y Humphries 1978). Miles et al. (1981) reconocen la necesidad de estudiar las interacciones entre las dietas para la comprensión de las estrategias en la repartición de recursos dentro de una comunidad.

El conocimiento de la dieta es de fundamental importancia para la comprensión de la biología de cualquier especie a nivel de individuos y poblaciones, y también tiene importancia ecológica, evolutiva e implicancias en conservación (Carr y Macdonalds 1986, Martins et al. 2006). La dieta de una especie puede influenciar significativamente muchos aspectos de su ecología, tal como la selección de hábitat (Freitas et al. 1997), distribución de especies (Silva 2005), historia de vida (Lancher y Mares 1986, Santori et al. 1995), separación de nicho (Leite et al. 1994, Carvalho et al. 2005), patrones y procesos de organización de una comunidad (Santori et al. 1995) y competencia potencial en una comunidad (Leite et al. 1994). La importancia de la dieta en la segregación de nicho entre especies de marsupiales didélfidos ha sido relevante como un importante factor para comprender su coexistencia y distribución (Leite et al. 1994, Freitas et al. 1997, Cáceres 2004).

Los marsupiales comprenden un importante componente de la fauna del Neotrópico, siendo el tercero en diversidad de especies después de los roedores y murciélagos (Emmons y Feer 1997). Los marsupiales en Perú incluyen 2 ordenes, 16 géneros y 42 especies (Pacheco et al. 2009). Los marsupiales presentan

distribuciones y roles ecológicos que provienen de un legado de 100 millones de años de evolución. Los marsupiales son distintivos ecológicamente y morfológicamente entre los mamíferos, adaptados a diversos tipos de ambientes y hábitos: terrestres, fosoriales, semiacuáticos, arborícolas, semiarborícolas; igualmente, presentan diferentes tipos de dietas desde generalistas a especialistas como insectívoros o frugívoros, y se encuentran distribuidos en diferentes ecorregiones.

Estos didélfidos se distribuyen mayormente en los bosques lluviosos de Sudamérica donde existen zonas de solapamiento en las que más que un congénere co-ocurre (Emmons y Feer 1997). La mayoría de especies son nocturnas y predominantemente terrestres pero algunas pueden trepar árboles eficientemente (Santori et al. 1995). Por ejemplo, *Didelphis* es más arbóreo, se desplaza en el sotobosque y llega hasta la canopia, *Philander* es semiarborícola, aunque se desplaza principalmente en el sotobosque (Cunha y Vieira (2002), y *Metachirus* es predominantemente terrestre (Freitas et al. 1997). Estos marsupiales son proporcionalmente grandes en comparación a otros didélfidos y son considerados usualmente omnívoros (Santori et al. 1995).

Se presenta el estudio de la dieta a nivel intraespecífico e interespecífico y la relación trófica que existe entre cuatro marsupiales que pertenecen a la familia Didelphidae, subfamilia Didelphinae y a dos tribus Metachirini y Didelphini (Voss y Jansa 2009) muy relacionados filogenéticamente. Se espera que las especies más próximas (*Didelphis* y *Philander*) muestren más similitud entre sus dietas, debido a su cercanía filogenética. Estas son *Philander andersoni* “zarigüeyita negra de Anderson”, *Philander opossum* “zarigüeyita gris de cuatro ojos”, *Metachirus nudicaudatus* “rata marsupial de cuatro ojos” y *Didelphis marsupialis* “zarigüeya orejinegra” o “intuto” que proceden de los alrededores de la carretera Iquitos – Nauta en Loreto, Perú, colectados dentro del marco del proyecto de investigación “Efecto de la Deforestación Neotropical en la Ecología de los Arbovirus”.

2. MARCO TEÓRICO

El estudio de las comunidades biológicas implica conocer las relaciones existentes entre los organismos que la componen, estas son básicamente de dos tipos: aquellas entre individuos de la misma especie y aquellas entre individuos de diferentes especies, relaciones intraespecíficas e interespecíficas, respectivamente. Estas relaciones respecto a los recursos y sus competidores, así como su rol dentro de la comunidad, son definidos por el término de nicho ecológico (Smith 1986).

La dieta es uno de los aspectos adaptativos más importantes en relación con el ambiente (Carvalho et al. 1999); es decir, el hábito alimenticio de una especie es una característica importante porque determina los lugares donde las especies podrían distribuirse (Harris 1986, Lacher y Mares 1986). Esta información es escasa para la mayoría de mamíferos pequeños aunque ha habido un progreso considerable en los últimos años, especialmente en Brasil. Obtener estos datos es muy importante porque detalla el conocimiento de la historia natural de cada especie, lo cual es necesario para entender los procesos ecológicos en que está envuelta, como su dinámica poblacional y sus interacciones con otras especies dentro de las comunidades (Carvalho et al. 1999). En estudios de mamíferos neotropicales, la comprensión de los procesos ecológicos es todavía incipiente, especialmente porque todavía hay mucho que hacer respecto al establecimiento de patrones.

La dieta en marsupiales ha sido muy estudiada en la Amazonía oriental especialmente en Brasil; donde se han publicado varios artículos particularmente de especies que pertenecen a la familia Didelphidae (*Philander*, *Metachirus*, *Didelphis*, *Gracilinanus*, *Micoureus*, etc.), tales como Ceotto et al. (2009), Cáceres (2004), Carvalho et al. (1999), Casella y Cáceres (2006), Santori et al. (1995). Estos estudios de dieta implican mayormente la revisión y análisis de fecas dejadas en las trampas donde los individuos son capturados y en menor proporción estudios basados en la

revisión de contenidos estomacales. Así se tiene que, varios estudios de dieta corresponden a especies del género *Philander*, principalmente para *P. frenatus*, mas no acerca de ecología de la dieta de las especies de interés, como *P. opossum* y *P. andersoni* que presentan escasos reportes en la literatura disponible.

Para el género *Philander* se tienen algunas publicaciones sobre la ecología de *P. opossum*, donde se encontró una variable proporción de consumo entre la materia animal y vegetal debido a la estacionalidad y al periodo de fructificación (Pellagatti-Franco y Gnaspini 1996); y para *P. andersoni* no se cuenta con estudios detallados de la dieta (Santori y Astúa de Moraes 2006). Sin embargo, se tienen varias publicaciones sobre la dieta de *P. frenatus*, especie endémica del sureste de Brasil. Esta especie presenta diferencias en la dieta de adultos y juveniles, siendo los individuos adultos los que consumen más vertebrados (Santori et al. 1997) similar a lo encontrado en *Didelphis marsupialis* (Cordero y Nicolas 1987).

Con respecto a la dieta de *Metachirus nudicaudatus*, Santori et al. (1995) encuentra que se alimenta principalmente de invertebrados terrestres y en ocasiones de vertebrados pequeños y frutos; *M. nudicaudatus* consume menos frutos que *D. aurita* y muestra un índice de diversidad significativamente mas bajo de invertebrados en su dieta, principalmente artrópodos, mostrando una estrecha utilización de la presa mayor que *D. aurita*. Freitas et al. (1997) encontraron también que *M. nudicaudatus* muestra una tendencia a consumir más hormigas, termitas, cucarachas y escarabajos que cualquier otro ítem en su dieta.

Didelphis marsupialis presenta, en términos de volumen, a las categorías de origen animal como más importante que las categorías de origen vegetal, y variación en el consumo de vertebrados entre individuos adultos y jóvenes en el norte de Venezuela (Cordero y Nicolás 1987). Por otro lado, *D. aurita* no muestra diferencias en la diversidad de ítems alimenticios entre las diferentes clases de edades (Cáceres y Monteiro 2001, Cáceres 2002). Esta especie es considerada omnívora durante la estación húmeda en el sur de Brasil, eficaz dispersor de semillas y presenta varias

publicaciones referente a dieta (Coetto et al. 2009, Macedo et al. 2009, Casella 2006, Cáceres 2003, Cáceres 2004, Carvahalo et al. 1999, Cáceres 1999).

Finalmente, respecto a la dieta en marsupiales en la Amazonía occidental, en Perú, se puede decir que la literatura publicada es escasa.

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.

H₀: Los marsupiales de la familia Didelphidae: *Philander andersoni*, *P. opossum*, *Metachirus nudicaudatus* y *Didelphis marsupialis* no muestran variación intraespecífica e interespecífica en sus hábitos alimenticios.

H₁: Los marsupiales de la familia Didelphidae: *Philander andersoni*, *P. opossum*, *Metachirus nudicaudatus* y *Didelphis marsupialis* muestran variación intraespecífica y interespecífica en sus hábitos alimenticios.

El estudio tiene como objetivos los siguientes:

- ☐ Caracterizar la composición de la dieta para cada una de las cuatro especies.
- ☐ Comparar el consumo de las categorías alimenticias por épocas y por tipo de hábitats entre las diferentes especies.
- ☐ Determinar la variación trófica intraespecífica e interespecífica para todas las especies.
- ☐ Evaluar la existencia y niveles de la competencia en base a los índices de nicho alimenticio.
- ☐ Determinar la sobreposición de nicho alimenticio entre las especies.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Área de estudio

La investigación se realizó en la región amazónica, próximo a la ciudad de Iquitos (3.74° S, 73.24° W), provincia Maynas, departamento Loreto, noreste de Perú (Fig. 1). El clima de la región presenta una temperatura media anual de 26°C, una época húmeda muy lluviosa (292 mm/mes) desde enero hasta mayo y una época seca moderada (185 mm/mes) desde junio hasta octubre (Madigosky y Vatnick 2000). El proyecto fue realizado a lo largo de la carretera Iquitos - Nauta, la cual está ubicada a 95 km al SSW de Iquitos. Los datos fueron colectados durante tres años: fines del 2003, 2004 y 2005 incluyendo dos épocas secas y tres épocas húmedas (Tabla 1). Detalles adicionales han sido evaluados para la región, como geología y hidrografía (Vásquez 1997), clima local (Madigosky y Vatnick 2000) e impacto ambiental de la carretera Iquitos - Nauta (Mäki et al. 2001).

La deforestación en el oeste de la Amazonía, especialmente en los alrededores de Iquitos, ocurre principalmente para establecer zonas de cultivo; para esto, el sotobosque es removido y los árboles grandes son talados. Después continua el cultivo de 2 - 6 meses que resulta en una plantación cubierta aproximadamente de 1 ha, la cual es llamada localmente chacra (Mäki et al. 2001, Fig. 2A). Las chacras típicamente son cultivos de piña (Bromeliaceae), plátanos (Musaceae), o yuca (Euphorbiaceae), que se mantienen hasta que el suelo deje de ser fértil. La llegada de especies pioneras a las chacras abandonadas durante los subsecuentes 5 - 10 años resulta en un bosque de sucesión temprana que localmente son llamados "purmas" (Mäki et al. 2001, Fig. 2B). Una purma se diferencia de un bosque maduro en términos de composición de especies (e.g. *Cecropia* spp. dominante frecuentemente) y estructura física (< 10 m de alto, denso sotobosque). Los bosques de tierras altas en la región están caracterizados por la alta diversidad de árboles (Vásquez 1997) con 30 m de alto donde resaltan árboles emergentes de 50 m (Fig. 2C).

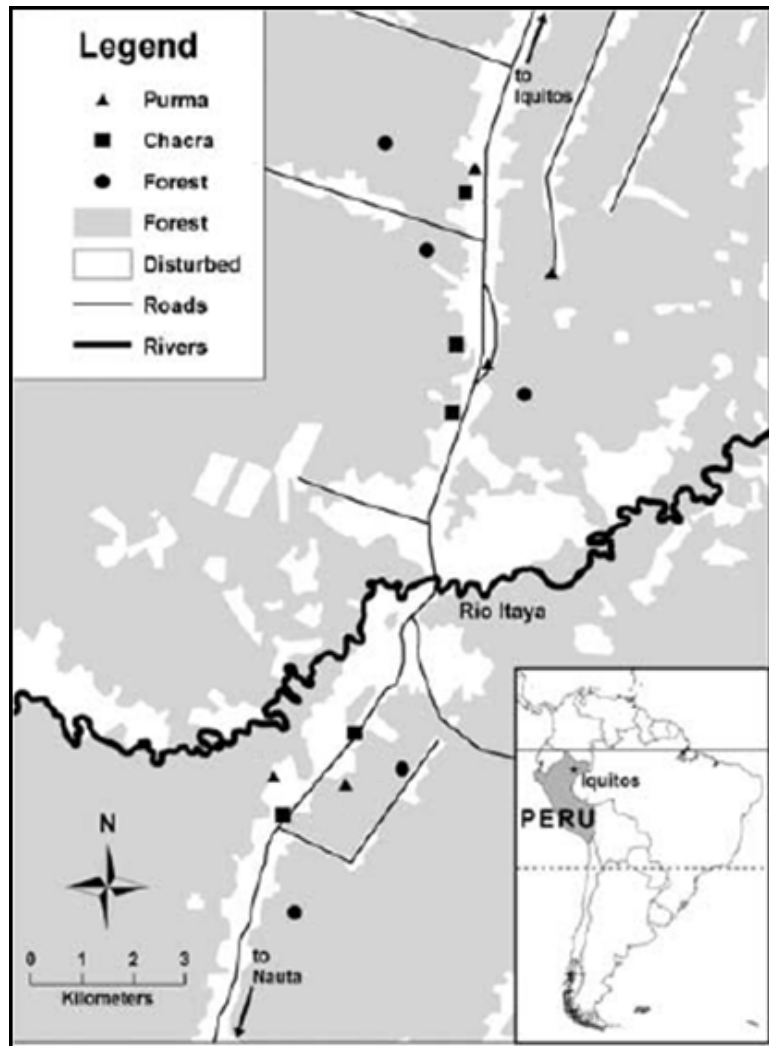


Figura 1. Mapa referencial del área de estudio, región sur de Iquitos, Perú; tomado de Willig et al. (2007).



Figura 2. Los tres tipos de hábitat donde se realizaron las colectas en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta. (A) Chacra típica de 3 años de cultivos con una mixtura de yuca, plátano y piña. (B) Purma característica de bosque joven y de denso crecimiento, característico con vegetación < 10 cm dbh y < 10 m de alto. (C) Bosque maduro que generalmente tiene una mayor apertura y sombreado que las purmas y una canopia de árboles alto, muchos de los cuales son > 30 m de altura.

4.2. Materiales

4.2.1. Material biológico

Los contenidos estomacales de cuatro especies de marsupiales: *Philander andersoni* (Osgood, 1913) (n = 25), *Philander opossum* (Linnaeus, 1758) (n = 18), *Metachirus nudicaudatus* (É. Geoffroy, 1803) (n = 18), y *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758 (n = 5) fueron incluidos en el estudio (Fig. 3).

A fin de verificar la identidad de estos especímenes, la colección de mastozoología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos fue consultada como referencia.

4.2.2. Material de campo (muestreo)

Trampas de captura Sherman,

Trampas de captura Tomahawk,

Trampas de golpe tipo Víctor.

Cinta marcadora (flagging tape), cebos (mantequilla de maní, grasa de chancho, zapallo, yuca, etc.), bolsas de tela, equipo de disección, equipo de preparación de especímenes y sistema portátil de geo-referenciación (GPS).

4.2.3. Material y equipo de laboratorio

Reactivos: formol 10%, alcohol 70%, algodón, gasa

Equipos: cámara fotográfica, estereoscopio, microscopio compuesto

Tamices de malla 0,5 y 1,0 mm, pinzas, estiletes

Material de vidrio: beakers, goteros, láminas portaobjetos, placas petri.



Figura 3. Especies de marsupiales (A) *Philander andersoni*, (B) *Philander opossum*, (C) *Metachirus nudicaudatus* y (D) *Didelphis marsupialis* (capturados en trampas Tomahawk) en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta.

4.3. Metodología

4.3.1. Muestreo de mamíferos no voladores

Se establecieron grillas de 1 ha aproximadamente (100 m x 100 m) con 100 puntos equidistantes, cada una con tres tipos de trampas Tomahawk, Sherman y Víctor haciendo un total de 300 trampas por grilla. Las estaciones fueron separadas 10 m aproximadamente, se elaboraron diez trochas numeradas desde 0-9; las cuales fueron revisadas y cebadas a las 8:00 hrs durante 5-6 días, dos veces al mes generalmente.

La preparación de los especímenes consistió en determinar la especie, medir, pesar, determinar sexo de cada individuo colectado. Luego, se procedió a separar el estómago, el cual fue fijado en alcohol al 70% para su posterior análisis en el laboratorio. Además, se reconoció la edad de los especímenes colectados y se agrupó en juveniles (edades I y II) y adultos (edades III, IV y V) según la clasificación de edades de Gentile et al. (1995). Los especímenes colectados fueron catalogados e ingresados a la colección del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM).

4.3.2. Análisis de los contenidos estomacales

Los estómagos se cortaron (Carleton 1973) y el contenido estomacal se analizó según el método descrito por Solari (1997), con la diferencia que se empleó tamices con mayor diámetro debido a que este contenido incluía fragmentos de tamaño más grandes. Los análisis de los contenidos estomacales fueron realizados en el Departamento de Mastozoología de MUSM y se procedió de la siguiente manera:

Paso 1. Se remueve todo el contenido del estómago para llevarlo a un frasco con alcohol al 70° y homogenizar el contenido. Luego se vierte sobre el tamiz de malla 1 mm, se deja correr alcohol sobre el contenido hasta que sólo quede fragmentos grandes (FG) sobre la malla. Finalmente, se recoge el contenido de FG y se coloca a

una placa Petri para ser observado a un aumento de 10X en no menos de cinco campos de observación.

Paso 2. Se procede a recoger los fragmentos que quedaron después de tamizar los FG para derramarlos en otro tamiz de malla 0.5 mm dejando correr alcohol sobre el contenido hasta que sólo quede sobre la malla fragmentos medianos (FM) y debajo los fragmentos pequeños (FP). Luego se recoge los FM en una segunda placa petri y finalmente se observan a 20X en el estereoscopio. Y se procede hacer las observaciones de forma similar que en anterior paso.

Paso 3. Por último, los FP ya tamizados son llevados directamente a una tercera placa Petri para ser observados a 40X en el estereoscopio en cinco campos.

Todos los ítems encontrados en los contenidos estomacales fueron agrupados en categorías. El material vegetal se clasificó en: Fungi, plantas (restos de plantas, hojas, tallos, etc.) y semillas. El material animal se clasificó en: Vertebrata (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) e Invertebrata (Chilopoda, Insecta, Chelicerata y Gastropoda). Finalmente, la categoría “otros” agrupó a restos de material inorgánico (tierra y cristales), masa no determinada, restos de cebos, pelos del mismo individuo, etc. Cuando se encontraron endoparásitos se procedió a separarlos definitivamente de las categorías alimenticias estudiadas. A fin de mantener un análisis estándar de los contenidos estomacales, los estómagos vacíos o con escaso contenido no fueron considerados en el análisis (Pizzimenti y de Salle 1980, Solari 1997). Los recursos alimenticios encontrados en los contenidos estomacales fueron determinados a nivel de orden y en algunos casos, a nivel de familia y/o género usando claves taxonómicas (e.g. Borror et al. 1989, para insectos).

4.3.3. Análisis estadístico

Se preparó una base de datos con toda la información obtenida de las observaciones de los contenidos estomacales. Primero, se agruparon los datos provenientes de cada tipo de fragmentos (grandes, medianos y pequeños) para después multiplicarlo por un coeficiente de volumen y obtener los promedios finales para cada individuo, los cuales a su vez se agruparon para obtener promedios generales de cada categoría por cada especie. Finalmente, se reagruparon las categorías alimenticias de cada especie por tipo de edad, sexo, época y hábitat.

Las medidas de amplitud de nicho se obtuvieron mediante la aplicación del índice de Levins (Krebs 1989), calculado como:

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

Donde:

B = Amplitud de nicho de Levins.

p_j = proporción del recurso j dentro de la dieta.

El índice de Levins usa los datos provenientes de los porcentajes de volumen de la dieta de las especies, los cuales son transformados a frecuencias para obtener medidas de amplitud de nicho. El índice varía entre un mínimo (1) y un máximo valor de B igual al número de categorías alimenticias en que puede dividirse el recurso, que para este caso es ocho. Se calculó este índice con el fin de estimar el nivel de variación de uso del recurso, dentro de la dieta para cada individuo de las diferentes especies, a fin de señalar la existencia de patrones especialistas o generalistas.

Utilizando el porcentaje de volumen de cada categoría alimenticia se evaluó el grado de competencia por el uso de recursos alimenticios específicos (Krebs, 1989) usando

el Índice de Sobreposición Simétrico de Pianka (Pianka 1973) y el Índice Modificado de Morisita (Horn 1966).

La Medida simétrica de Piaka se calcula como:

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}},$$

Y el Índice Modificado de Morisita como:

$$C_H = \frac{2 \sum p_{ij} p_{ik}}{\sum p_{ij}^2 + \sum p_{ik}^2}$$

Donde:

p_{ij} y p_{ik} = representan la proporción de la categoría alimenticia i en la dieta de las especies j o k.

La significancia de la variación en el consumo promedio de cada categoría alimenticia entre las diferentes especies y entre los subgrupos dentro de cada especie, se realizó de manera exploratoria mediante un Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA). En caso de hallarse diferencias significativas se procedió a analizar el correspondiente Análisis Univariado de Varianza (ANOVA).

El análisis multivariado (MANOVA) fue usado para evaluar la variación intraespecífica entre edades y sexos, así como su interacción. En el caso de la variación entre especies, las pruebas de MANOVA incluyeron variación entre época y tipo de hábitat, así como su interacción. Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando MINITAB 14. Para todos los casos, la diferencia estadística se consideró significativa para niveles de $P < 0.05$ (Sokal y Rohlf 1979, Suarez 1994).

El ANOVA de un factor fue usado para determinar si las diferencias que existen entre las medias de las categorías alimenticias fueron estadísticamente significativas o no

en una especie como entre especies; siendo la variable independiente cada una de las cuatro especies estudiadas en esta tesis (*Philander andersoni*, *P. opossum*, *Metachirus nudicaudatus* y *D. marsupialis*) y la variable dependiente cada una de las categorías de recurso nominadas: Chilopoda, Insecta, Chelicerata, Gastropoda, Vertebrata, Fungi, Plantas y semillas.

Para ver las variaciones no se consideró la categoría “otros” por no tener una composición regular; pero se mantuvo los porcentajes originales para reducir una posible correlación entre variables (categorías).

5. RESULTADOS

Se analizaron 66 contenidos estomacales, obtenidos mayormente en el año 2004 y en menor proporción de los años 2003 y 2005. El número de muestras o contenidos estomacales se distribuyen por años y épocas donde fueron colectados (ver Tabla 1). Así, se tiene un total de 25 muestras que corresponden a *Philander andersoni*, 18 a *Philander opossum*, 18 a *Metachirus nudicaudatus* y 5 a *Didelphis marsupialis* (Tabla 1).

5.1. Composición de la dieta

Se presenta la composición de la dieta de cuatro especies de marsupiales didélfidos expresada en frecuencia de ocurrencia con respecto al total de muestras analizadas (Tabla 2).

Philander andersoni (n = 25): Esta especie consume ítems de las categorías Invertebrata, Vertebrata y restos de plantas (incluye el grupo Fungi, hojas y fibras vegetales).

Invertebrata fue más frecuente, encontrándose en el 100% de las muestras analizadas (Tabla 2). Hymenoptera (60%) y Orthoptera (56%) fueron los grupos más frecuentes dentro de Invertebrata; Chilopoda (20%) y Arachnida (32%) tuvieron una frecuencia intermedia, seguida del orden Blattariae (16%) y orden Pulmonata (8%) (Fig. 4).

El consumo de Vertebrata fue registrado en el 8% de las muestras, reconociéndose restos de un roedor (Echimyidae) y de Aves.

Las plantas se encontraron en 92%, donde las Fabaceae (68%) y otras plantas (20%) estuvieron en alta frecuencia. Las semillas (Piperaceae, Cecropiaceae y Moraceae) se registraron en menor frecuencia.

Tabla 2. Composición de la dieta de cuatro especies de marsupiales de los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú. Se incluye el total de ocurrencias y la frecuencia en porcentaje (en paréntesis).

	<i>Philander andersoni</i> (n = 25)	<i>Philander opossum</i> (n = 18)	<i>Metachirus nudicaudatus</i> (n = 18)	<i>Didelphis marsupialis</i> (n = 5)
Invertebrata	25 (100)	18 (100)	18 (100)	5 (100)
Insecta				
Blattariae	4 (16)	3 (16.67)	--	1 (20)
Coleoptera	3 (12)	1 (5.56)	10 (53)	1 (20)
Dermaptera	--	--	1 (5.56)	--
Diptera	--	1 (5.56)	--	--
Hymenoptera	15 (60)	8 (44.44)	15 (83.33)	3 (60)
Isoptera	--	--	9 (50.00)	--
Orthoptera	14 (56)	7 (38.89)	14 (77.78)	2 (40)
Gastropoda				
Pulmonata	2 (8)	2 (11.11)	2 (11.11)	--
Chelicerata				
Arachnida	8 (32)	9 (50.00)	7 (38.89)	2 (40)
Myriapoda				
Chilopoda	5 (20)	6 (33.33)	1 (5.56)	1 (20)
Vertebrata	2 (8)	7 (38.89)	3 (16.67)	1 (20)
Mammalia				
Rodentia				
Echimyidae	1 (4)	1 (5.56)	--	--
Aves	1 (4)	2 (11.11)	1 (5.56)	1 (20)
Reptilia				
Squamata				
Serpentes				
Culibrionidae	--	2 (11.11)	2 (11.11)	--
Sauria	--	1 (5.56)	--	--
Amphibia				
Anura				
Hylidae	--	1 (5.56)	--	--
Plantas	23 (92)	16 (88.89)	15 (83.33)	5 (100)
Fabaceae				
vainitas y hojitas	17 (68)	8 (44.44)	14 (77.78)	1 (20)
Otras plantas	5 (20)	14 (77.78)	9 (50.00)	2 (40)
Fungi	3 (12)	2 (11.11)	1 (5.56)	--
Semillas	6 (24)	10 (55.56)	7 (38.89)	4 (80)
Cactaceae	--	1 (5.56)	--	--
Cecropiaceae	2 (8)	2 (11.11)	4 (22.22)	--
Cucurbitaceae	--	--	--	1 (20)
Melastomataceae	--	2 (11.11)	--	--
Moraceae	2 (8)	2 (11.11)	1 (5.56)	1 (20)
Piperaceae	3 (12)	6 (33.33)	3 (16.67)	2 (40)
Poaceae	--	3 (16.67)	1 (5.56)	--
Solanaceae	--	1 (5.56)	--	--

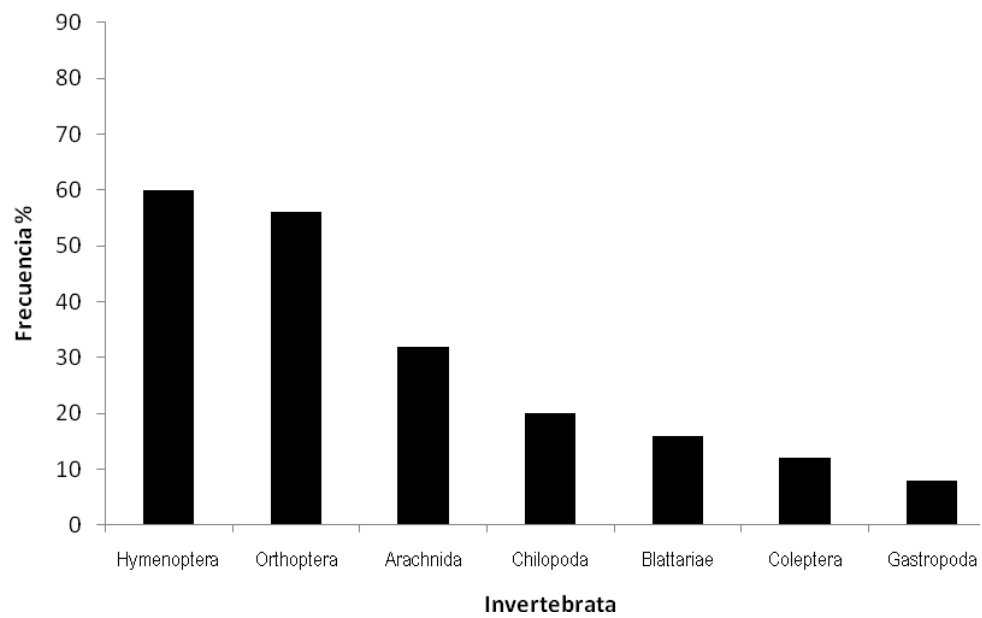


Figura 4. Frecuencia de ocurrencia de Invertebrata encontrado en los estómagos de *Philander andersoni* en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú.

Philander opossum (n = 18): Se encontró que Invertebrata fue la categoría más frecuente, encontrándose en el 100% de las muestras. Arachnida (50%), Hymenoptera (44.44%), Orthoptera (38.89%) y Chilopoda (33.33%) fueron los grupos más frecuentes dentro de Invertebrata; y después el orden Blattariae (16.67%), Coleoptera (5.56%) y Diptera (5.56%) (Fig. 5).

El consumo de Vertebrata fue registrado en un 38.89% de las muestras, donde se reconocieron restos de Aves (11.11%), Mammalia (Rodentia: Echimyidae) (5.56%), Reptilia (Serpentes 11.11% y Sauria 5.56%) y Amphibia (Anoura: Hylidae) (5.56%).

Las plantas se encontraron en 88.89% de las muestras, los restos de Fabaceae (44.44%) y otras plantas estuvieron en alta frecuencia (77.78%) y las semillas en menor frecuencia (55.56%). Las semillas registradas pertenecen a siete familias (Piperaceae, Poaceae, Melastomataceae, Cecropiaceae, Moraceae, Cactaceae y Solanaceae) donde destaca la familia Piperaceae con 33.33% (Tabla 2).

Metachirus nudicaudatus (n = 18): Invertebrata fue la categoría más frecuente; y dentro de ella Hymenoptera (83.33%), Orthoptera (77.78%), Coleoptera (53%), Isoptera (50%) fueron los órdenes más frecuentes; Arachnida (38.89%) obtuvo una frecuencia media, seguida de los órdenes Gastropoda (11.11%), Chilopoda (5.56%) y Dermaptera (5.56%) en menor frecuencia (Fig. 6).

El consumo de Vertebrata fue registrado en 16.67%, con Reptilia (Serpentes: Culibrionidae) y restos de Aves.

Las plantas se encontraron en 83.33%. Los restos de plantas estuvieron en alta frecuencias y las semillas en menor frecuencia. Estas incluyeron Cecropiaceae, Piperaceae, Moraceae y Poaceae (Tabla 2).

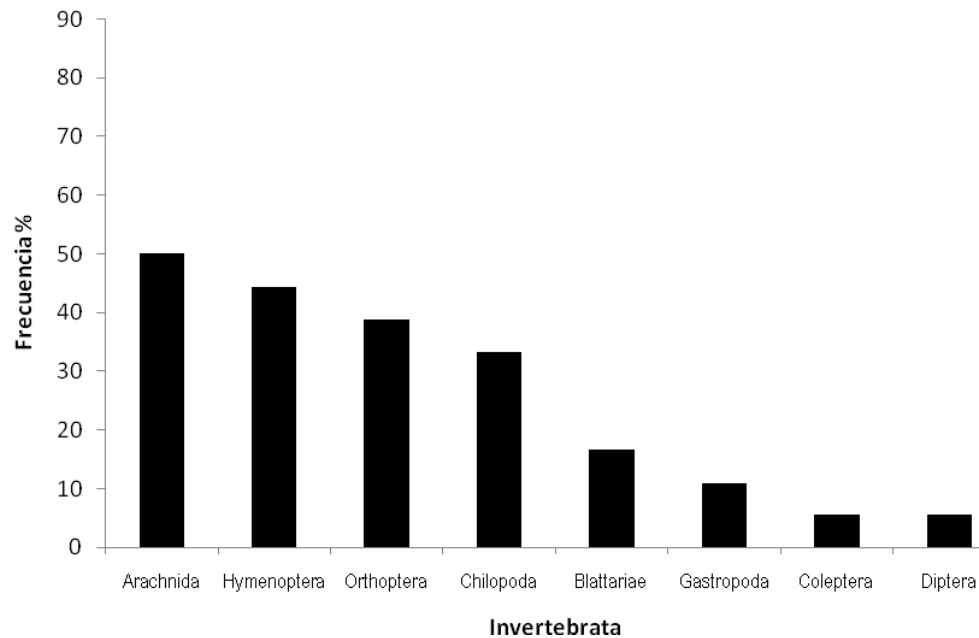


Figura 5. Frecuencia de ocurrencia de Invertebrata encontrado en los estómagos de *Philander opossum* en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú.

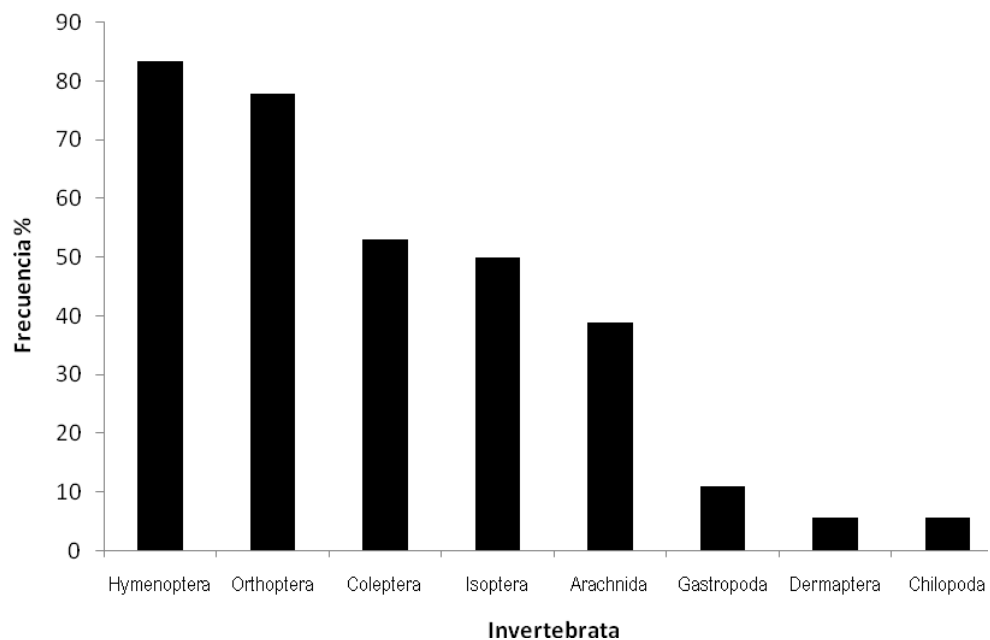


Figura 6. Frecuencia de ocurrencia de Invertebrata encontrado en los estómagos de *Metachirus nudicaudatus* en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú.

Didelphis marsupialis (n = 5): Invertebrata (100%) fue la categoría más frecuente en esta especie, encontrándose en todas las muestras (Tabla 2). Hymenoptera, Orthoptera y Arachnida fueron a su vez grupos de Invertebrata más frecuentes; Blattariae (20%), Coleoptera (20%) y Chilopoda (20%) estuvieron en menor frecuencia (Fig. 7).

El consumo de Vertebrata fue registrado en el 20% de las muestras, reconociéndose restos de Aves.

Las plantas se encontraron en 100% de las muestras, las semillas (Piperaceae, Cucurbitaceae y Moraceae) estuvieron en alta frecuencia y los restos de plantas estuvieron en menor frecuencia.

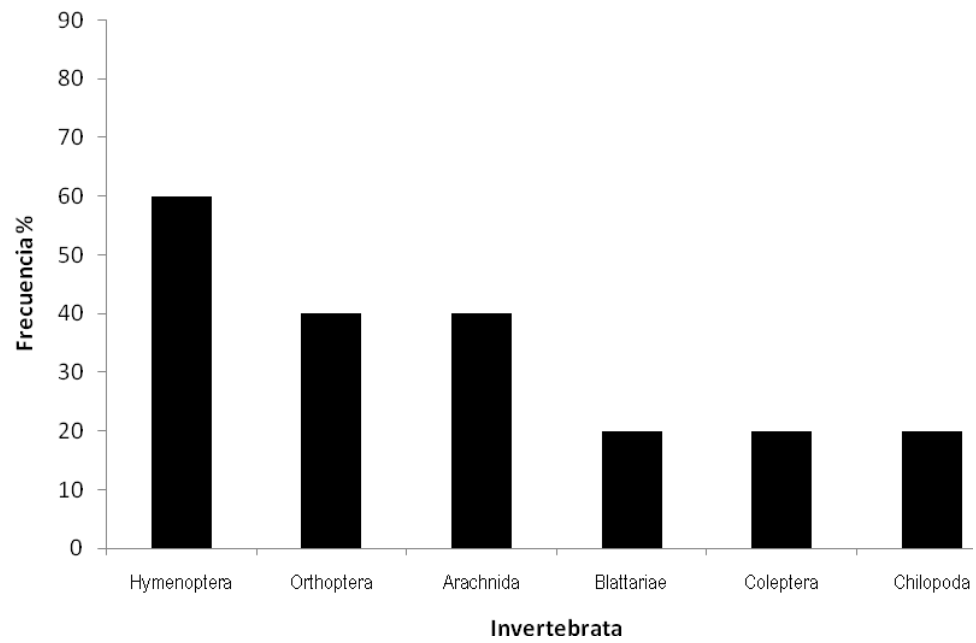


Figura 7. Frecuencia de ocurrencia de Invertebrata encontrado en los estómagos de *Didelphis marsupialis* en los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta, noreste de Perú.

5.2. Hábitos alimenticios

Se presenta los hábitos alimenticios de cuatro especies de marsupiales de la familia Didelphidae expresadas en porcentaje de volumen para las categorías alimenticias procedentes del hábitat tipo bosque. Se encontró altos niveles de consumo de insectos (>65%) en *Metachirus nudicaudatus* y moderado (ca. 30-50%) en *Philander opossum*, *Philander andersoni* y *Didelphis marsupialis* (Tabla 3).

Philander andersoni consume principalmente Insecta con 47.52% de volumen (Tabla 3); con un mayor consumo entre los individuos adultos (50.75%) que en los juveniles (43.42%), y con un mayor consumo entre los individuos de sexo femenino (53.21%) que en los machos (42.27%) (Tabla 4). Igualmente hay un mayor consumo de Insecta en la época seca (50.07%) que en la húmeda (37.36%).

El consumo de restos de plantas estuvo en segundo nivel con 11.98% de volumen, con porcentajes similares entre individuos de ambas edades (13.29% en adultos y 8.61% en juveniles) y con mayor consumo entre los individuos machos (15.08%) que los individuos del sexo femenino (8.61%). Además, se observó un mayor consumo en la época húmeda 18.78% que en la seca 10.28%. Esta especie consume mayormente Insecta y menor proporción plantas, esto permite caracterizar a esta especie, en general, como omnívora con tendencia insectívora.

Philander opossum presentó muestras de individuos adultos que consumieron Insecta en 28.86% del volumen (ver Tabla 3), con un mayor consumo entre los individuos del sexo femenino (33.78%) que en los machos (25.58%), así como 35.40% en la época seca y 24.50% en la época húmeda (Tabla 5). Luego, la categoría Chilopoda con 23.33% del volumen estuvo en segundo nivel, semejante al porcentaje de volumen de Insecta, con un mayor consumo entre los individuos machos (30.00%) que los individuos del sexo femenino (12.50%), así como 35.00% en la época húmeda

Tabla 3. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas en cuatro especies de marsupiales.

Chilopoda	Insecta	Chelicerata	Gastropoda	Vertebrata	Fungi	Plantas	Semillas	Otros
<i>Philander andersoni</i> (n = 25)								
3.52	47.52	8.06	0.57	3.19	2.90	11.98	2.05	20.21
±9.87	±27.99	±19.05	±2.14	±13.12	±8.17	±15.16	±5.09	±22.97
<i>Philander opossum</i> (n = 5)								
23.00	28.86	2.09	0	5.19	1.00	21.71	1.15	17.00
±33.47	±14.85	±2.35		±11.61	±2.24	±26.50	±1.60	±24.84
<i>Metachirus nudicaudatus</i> (n = 18)								
0.45	67.54	4.64	0.18	1.54	0.25	12.96	2.38	10.07
±1.92	±25.21	±15.55	±0.52	±3.91	±1.07	±12.03	±5.96	±18.67
<i>Didelphis marsupialis</i> (n = 4)								
14.41	29.90	2.60	0	16.75	0	18.78	8.16	9.39
±28.83	±31.62	±5.21		±33.51		±20.72	±8.61	±11.08

Tabla 4. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por *Philander andersoni* según edad, sexo y época.

	Chilopod a	Insect a	Chelicerat a	Gastropod a	Vertebrat a	Fungi	Planta s	Semilla s	Otros
Juveniles (n = 11)	4.77 ±13.38	43.42 ±35.54	16.64 ±26.56	0.91 ±3.02	0	4.44 ±10.18	10.31 ±16.08	0.91 ±3.02	18.60 ±25.10
Adultos (n = 14)	2.54 ±6.31	50.75 ±21.21	1.32 ±4.05	0.31 ±1.15	5.70 ±17.39	1.69 ±6.31	13.29 ±14.88	2.94 ±6.23	21.48 ±22.51
Hembras (n=12)	5.82 ± 13.18	53.21 ±24.07	6.13 ±15.70	0.36 ±1.24	5.37 ±18.60	2.50 ±8.66	8.61 ±7.50	1.49 ±2.25	16.51 ±18.22
Machos (n = 13)	1.39 ±5.03	42.27 ±31.21	9.85 ±22.20	0.77 ±2.77	1.18 ±4.25	3.26 ±8.02	15.08 ±19.66	2.56 ±6.82	23.63 ±26.92
Húmeda (n = 5)	8.89 ±19.88	37.36 33.50	4.01 ±6.52	2.00 ±4.47	0	0	18.78 ±21.07	2.96 ±4.45	26.01 ±31.74
Seca (n = 20)	2.18 ±5.51	50.07 ±26.82	9.07 ±21.08	0.21 ±0.96	3.99 ±14.63	3.62 ±9.03	10.28 ±13.48	1.82 ±5.32	17.73 ±21.22

Plantas: restos de plantas.

y 5.00% en la época seca. Al final, el consumo de la categoría plantas (21.71%) estuvo en tercer nivel, parecido al porcentaje de las dos categorías anteriores, con semejantes porcentajes similares entre los individuos hembras y machos (21.17% y 22.53%, respectivamente), así como 46.88% en la época seca y 4.93% en la época húmeda. Esta especie consume Insecta y Chilopoda y restos de plantas en porcentajes similares de volúmenes. Esto permite caracterizar a esta especie como omnívora con tendencia insectívora.

Metachirus nudicaudatus consume mayormente Insecta (67.54% del volumen, Tabla 3), con porcentajes similares entre edades (63.35% en juveniles y 69.15% en adultos, Tabla 6) y entre sexos (66.09% en machos y 71.30% en hembras), así como 66.94% en la época seca y 67.91% en la época húmeda. El consumo de materia vegetal estuvo en segundo nivel (12.96%), con un mayor consumo entre los individuos juveniles (21.42%) que en los adultos (9.70%), y con un consumo similar entre ambos sexos (15% hembras y 12.17% machos) y épocas (13.13% en la época seca y 12.85% en la húmeda). Esta especie consume más Insecta que todas las otras especies y menor proporción de plantas que permite caracterizar a esta especie como primariamente insectívora.

Didelphis marsupialis consume Insecta en 29.9% del volumen (ver Tabla 3) y en menor porcentaje restos de plantas (18.78%) y Vertebrata (16.75%). No se pudo evaluar los individuos de la población por edad, sexo ni época debido al bajo número de tamaño de la muestra. El “n” mínimo para el presente trabajo es $n \geq 5$. A pesar de ello se incluyen los resultados en la presente tesis porque no se conoce literatura publicada acerca de la dieta de esta especie en Perú y estos resultados podrían ser una base para estudios futuros.

Tabla 5. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por *Philander opossum* según edad, sexo y época.

	Chilopoda	Insecta	Chelicerata	Gastropoda	Vertebrata	Fungi	Plantas	Semillas	Otros
Juvenil (n = 0)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Adulto (n = 5)	23.00 ±33.47	28.86 ±14.85	2.09 ±2.35	0	5.19 ±11.61	1.00 ±2.24	21.71 ±26.50	1.15 ±1.60	17.00 ±24.84
Hembra (n = 2)	12.50 ±17.68	33.78 ±21.60	2.85 ±2.26	0	12.98 ±18.35	0.00 (0.00)	22.53 ±10.92	2.88 ±0.53	(12.50 ±0.71)
Macho (n = 3)	30.00 ±43.59	25.58 ±12.93	1.58 ±2.74	0	0	1.67 ±2.89	21.17 ±36.66	0	20.00 ±34.64
Húmeda (n = 3)	35.00 ±40.93	24.50 ±13.54	0.42 ±0.72	0	8.65 ±14.98	1.67 ±2.89	4.93 ±8.54	0.83 ±1.44	24.00 ±31.75
Seca (n = 2)	5.00 ±7.07	35.40 ±19.30	4.60 ±0.21	0	0	0	46.88 ±23.51	1.63 ±2.30	6.50 ±9.19

Plantas: restos de plantas.

Tabla 6. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por *Metachirus nudicaudatus* según edad, sexo y época.

	Chilopoda	Insecta	Chelicerata	Gastropoda	Vertebrata	Fungi	Plantas	Semillas	Otros
Juvenil (n = 5)	0	63.35 ±21.75	1.00 ±2.24	0.30 ±0.67	0.73 ±1.64	0	21.42 ±16.90	5.00 ±11.18	8.20 ±9.63
Adulto (n = 13)	0.63 ±2.26	69.15 ±27.07	6.04 ±18.26	0.13 ±0.47	1.84 ±4.51	0.35 ±1.26	9.70 ±8.28	1.37 ±2.17	10.78 ±21.47
Hembra (n = 5)	1.63 ±3.65	71.30 ±25.49	0.69 ±1.04	0.30 ±0.67	2.24 ±5.01	0	15.00 ±17.66	1.05 ±1.77	7.79 ±9.91
Macho (n = 13)	0	66.09 ±26.00	6.16 ±18.26	0.13 ±0.47	1.26 ±3.60	0.35 ±1.26	12.17 ±9.93	2.89 ±6.95	10.94 ±21.40
Húmeda (n = 6)	0.74 ±2.46	67.91 ±21.28	7.12 ±19.82	0.14 ±0.45	0.33 ±1.10	0	12.85 ±14.30	3.29 ±7.48	7.62 ±7.94
Seca (n = 12)	0	66.94 ±32.33	0.75 ±1.29	0.24 ±0.64	3.42 ±5.87	0.65 ±1.72	13.13 ±8.33	0.95 ±1.87	13.91 ±29.22

5.3. Variación trófica en la comunidad de didélfidos

5.3.1. Variación intraespecífica

En *Philander andersoni* no se encontró diferencias significativas en el consumo de las diferentes categorías en relación al sexo y la edad. A pesar de ello se presentan algunos valores próximos a $P \leq 0.05$, donde según la edad, el consumo en porcentaje de volumen de la categoría Vertebrata encontrada en los individuos adultos ($n = 14$, $x = 5.70$, $SE = 17.39$) fue mayor que en los individuos juveniles ($n = 11$, $x = 0$) ($F = 1.17$, $P = 0.29$). Las muestras de *Philander opossum* y *Didelphis marsupialis* no se analizaron estadísticamente por tener un bajo tamaño de muestra, es decir, presentaron menos de cinco muestras dentro de cada subgrupo para poder ser analizados estadísticamente. Para *Metachirus nudicaudatus* el consumo en porcentaje de volumen de la categoría plantas encontrado en los contenidos estomacales de individuos juveniles ($n = 5$, $x = 21.42$, $SE = 16.90$) fue mayor que en los individuos adultos ($n = 13$, $x = 9.70$, $SE = 8.28$) ($F = 4.06$, $P = 0.06$, marginalmente significativo).

Por otro lado, al considerar el consumo de tres categorías alimenticias (Invertebrata, Vertebrata y plantas) no se encontró diferencias significativas en MANOVA ni en las ANOVAs, excepto en *Metachirus nudicaudatus* donde el porcentaje de volumen de la categoría restos de plantas en los contenidos estomacales de individuos juveniles ($n = 5$, $x = 26.42$, $SE = 14.33$) fue mayor que en los individuos adultos ($n = 13$, $x = 11.42$, $SE = 8.41$) ($F = 7.79$, $P = 0.01$). Mientras que el resto de categorías no mostraron diferencias estadísticamente significativas.

5.4.2. Variación interespecífica

Los contenidos estomacales correspondientes a *Philander opossum* presentaron diferencias estadísticamente significativas en el consumo de Chilopoda ($n = 5$, $x = 23$, $SE = 33.47$) con respecto a *Philander andersoni* ($n = 25$, $x = 3.52$, $SE = 9.87$), *M. nudicaudatus* ($n = 18$, $x = 0.45$, $SE = 1.92$) y *Didelphis marsupialis* ($n = 4$, $x = 14.41$, $SE = 28.83$) ($F = 4.10$, $P = 0.01$). Las muestras de *M. nudicaudatus* mostraron diferencias significativas en el consumo de Insecta ($n = 18$, $x = 67.54$, $SE = 25.21$) con respecto a *Philander andersoni* ($n = 25$, $x = 47.52$, $SE = 27.99$), *P. opossum* ($n = 5$, $x = 28.86$, $SE = 14.85$) y *Didelphis marsupialis* ($n = 4$, $x = 29.9$, $SE = 31.62$) ($F = 4.51$, $P = 0.007$). Mientras que, las otras categorías consumidas no mostraron diferencias en el porcentaje de volumen.

Por otro lado, al realizar un análisis considerando el consumo de tres categorías alimenticias (Invertebrata, Vertebrata y plantas) para las cuatro especies estas no mostraron diferencias significativas en MANOVA ni en las ANOVAS.

5.4. Variación de la dieta entre épocas

Las muestras analizadas de *Philander andersoni* no presentaron diferencias significativas entre épocas. Las especies *P. opossum* y *Didelphis marsupialis* presentaron un tamaño de muestra reducido por lo que no se analizaron estadísticamente. Pero en el caso de *P. opossum* al considerar todas las muestras de todos los hábitats se observó un mayor consumo de Chilopoda en la época húmeda ($n = 7$, $x = 18.71$, $SE = 28.89$) que en época seca ($n = 11$, $x = 1.68$, $SE = 3.76$) ($F = 3.11$, $P = 0.07$, marginalmente significativo). Para *Metachirus nudicaudatus* se observó un mayor consumo de Vertebrata en la época seca ($n = 12$, $x = 3.42$, $SE = 5.87$) con respecto a la época húmeda ($n = 6$, $x = 0.33$, $SE = 1.1$) ($F = 2.99$, $P = 0.10$ marginalmente significativo). Por otro lado, al considerar el consumo de solo tres categorías alimenticias (Invertebrata, Vertebrata y plantas) no se encontró diferencias

significativas en MANOVA ni en las ANOVAs.

5.5. Comparación de la dieta entre hábitats

Philander opossum presentó muestras en los tres tipos de hábitats, las cuales se analizaron mediante un ANOVA de una vía en donde el consumo de las categorías alimenticias consideradas no presentaron diferencias significativas en (Tabla 7). Los datos obtenidos para *Didelphis marsupialis* fueron insuficientes para un análisis estadístico por su tamaño de muestra reducido; sin embargo, el consumo de algunas categorías mostró claras diferencias (Tabla 8).

Tabla 7. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por *Philander opossum* en los diferentes hábitats.

Hábitat	Chilopoda	Insecta	Chelicerata	Gastropoda	Vertebrata	Fungi	Plantas	Semillas	Otros
Bosque (n = 5)	23.00 ±33.47	28.86 ±14.85	2.09 ±2.35	0	5.19 ±11.61	1.00 ±2.24	21.71 ±26.50	1.15 ±1.60	17.00 ±24.84
Purma (n = 8)	3.56 ±7.28	19.76 ±11.29	6.96 ±14.23	0	24.56 ±28.07	0.89 ±2.51	9.18 ±9.06	14.51 ±23.40	20.67 ±13.33
Chacra (n = 5)	1.20 ±2.68	27.31 ±22.00	3.28 ±2.46	0.34 ±0.76	26.09 ±37.22	1.42 ±3.17	15.04 ±10.46	5.89 ±5.88	19.43 ±22.80

Tabla 8. Porcentaje de volumen de las categorías alimenticias consumidas por *Didelphis marsupialis* en los diferentes tipos de hábitats.

Hábitat	Chilopoda	Insecta	Chelicerata	Gastropoda	Vertebrata	Fungi	Plantas	Semillas	Otros
Bosque (n = 4)	14.41 ±28.83	29.90 ±31.62	2.60 ±5.21	0 0	16.75 ±33.51	0 0	18.78 ±20.72	8.16 ±8.61	9.39 ±11.08
Chacra (n = 1)	0	41.25	18.75	0	0	0	16.25	0	23.75

5.6. Uso y sobreposición en el uso de recursos

Se muestra los siguientes valores hallados para las cuatro especies de marsupiales en un hábitat tipo bosque, ver Tabla 9.

La amplitud de nicho de Levins (Krebs 1989) en bosque varió de 2.10 en *Metachirus nudicaudatus* a 5.53 en *Didelphis marsupialis* (Tabla 9). Los valores de Levins tienden a un máximo cuando los recursos son usados en proporciones similares que es el caso cuando las especies no discriminan entre uno u otro recurso. Así, sobre una escala relativa, estos valores sugieren que *M. nudicaudatus* actúa como un "especialista", y *D. marsupialis* como un "generalista". Mientras que las otras especies muestran valores relativamente más próximos uno de los otros.

Los valores de los índices de sobreposición de nicho trófico (SPNT) dados en base al análisis de las categorías consumidas para cada par de especies se indican en la tabla 10. En base a ambos índices se encontró que los mayores valores son para los pares *Philander andersoni* - *Metachirus nudicaudatus* (SPNT > 0.99) y *P. opossum* - *Didelphis marsupialis* (SPNT > 0.93). Estos resultados indican que su dependencia sobre determinadas categorías origina competencia entre ellas; estos pares de especies podrían ser así, los mayores competidores por sus recursos alimenticios. Los menores valores, comparativamente, se dan para los pares *P. opossum* - *M. nudicaudatus* (SPNT > 0.76) y *M. nudicaudatus* - *D. marsupialis* (SPNT > 0.79); entre estos pares, la competencia tendría los valores más bajos.

Tabla 9. Amplitud de nicho para cuatro especies de marsupiales en un hábitat tipo bosque.

Especies	Amplitud de nicho (B)
<i>Philander andersoni</i>	4.00 (n = 25)
<i>Philander opossum</i>	5.36 (n = 5)
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	2.10 (n = 18)
<i>Didelphis marsupialis</i>	5.53 (n = 8)

Tabla 10. Valores de los índices de sobreposición para pares de especies de cuatro marsupiales.

Par de especies	Bosque	
	Pianka	Morisita
<i>Philander andersoni</i> - <i>Philander opossum</i>	0.81	0.80
<i>Philander andersoni</i> - <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0.99	0.96
<i>Philander andersoni</i> - <i>Didelphis marsupialis</i>	0.84	0.88
<i>Philander opossum</i> - <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0.76	0.70
<i>Philander opossum</i> - <i>Didelphis marsupialis</i>	0.93	0.89
<i>Metachirus nudicaudatus</i> - <i>Didelphis marsupialis</i>	0.79	0.76

6. DISCUSIÓN

6.1. Composición

La composición de la dieta expresada en porcentaje de frecuencia de ocurrencia para *Philander andersoni* mostró una frecuencia alta de Hymenoptera y Orthoptera dentro de Invertebrata concordando cuando se menciona que Invertebrata es importante en la dieta de otra especie del mismo género *P. frenatus*; y difiere cuando se menciona que Vertebrata puede ser también importante presa en la dieta de dicha especie (Leite et al. 1994, Santori et al. 1997, Carvalho et al. 1999) porque aquí se observó una menor frecuencia de Vertebrata (roedor y ave) en el total de las muestras analizadas, y también difiere con algunos estudios que sugieren que el género es más carnívoro que otros marsupiales. Al igual que Vertebrata, las semillas presentaron una frecuencia baja y muchas de ellas registradas en estudios previos- Moraceae, Cecropiaceae y Piperaceae - para otras especies del género (Cáceres 2004, Macedo et al. 2009).

Los ítems más frecuentes de Invertebrata (Arachnida, Hymenoptera, Orthoptera y Chilopoda) encontrados en *Philander opossum* fueron tan diversos como los ítems de Vertebrata (Aves, Mammalia, Reptilia y Amphibia), esto último concuerda con otras publicaciones (Leite et al. 1994, Santori et al. 1997, Carvalho et al. 1999) las cuales mencionan que Vertebrata puede ser importante presa en la dieta del género al igual que Insecta. Se resalta una riqueza alta de semillas (siete familias) donde destaca la familia Piperaceae con 33.33%, pero no tan elevada como lo encontrado en *P. opossum* (Santori y Astúa de Moraes 2006).

M. nudicaudatus reportó los porcentajes de frecuencia de ocurrencia más altos (50 – 83.33%, ver Tabla 2) representados por Hymenoptera (hormigas), Orthoptera (grillos), Coleoptera (escarabajos) e Isoptera (comejenes, hormiga león, crisopas); concordando, en la mayoría de los ítems, con los reportes de Freitas (1997), Carvalho (1999) y Santori et al. (1995). Este trabajo agrega a su dieta el consumo de

Dermaptera (tijeretas). El consumo de Isoptera encontrado sólo en esta especie, resalta su importancia en la dieta de esta especie (Emmons y Feer 1997, Santori et al. 1995, Carvalho 1999).

Respecto a *D. marsupialis*, sólo se contó con cinco muestras, pero fue suficiente para registrar no menos de seis órdenes de artrópodos (Hymenoptera, Orthoptera, Arachnida, Coleoptera, Blatariidae y Chilopoda) como componentes de su dieta. La alta frecuencia de material vegetal encontrado en *D. marsupialis* con respecto a los otros dos géneros estudiados fue semejante a lo encontrado por Cáceres (2004) en *D. aurita*, a pesar del tamaño de muestra reducido. Durant (2002) menciona que se tienen pocos estudios del género *Didelphis* de los cuales varios corresponden a *D. marsupialis*, especie de amplio rango de distribución en el Neotrópico (Gardner 2008, Emmons y Feer 1997); sin embargo, estos estudios son acerca de la ecología, reproducción y crecimiento (e.g. O'connell 1979 en Eisenberg y Tedford et al. 1979), y no a estudios sobre la ecología de la dieta.

Las especies de marsupiales estudiadas son consideradas dispersoras potenciales de semillas consistente con lo mencionado para las especies de marsupiales de Brasil, como *D. aurita* que es un potencial dispersor (Cáceres et al. 1999) y en concordancia con Cáceres (2004) que mencionan que *P. frenatus* y *M. nudicaudatus* son dispersores ocasionales de semillas porque no dañan la cubierta y el embrión de la semilla. El alto consumo de plantas pioneras por marsupiales sugiere que estas especies pueden contribuir a la dispersión de varias especies de plantas (Cáceres 2002, Cáceres 2004, Macedo et al. 2009) cuando se mueven de un fragmento a otro. Por ello, contribuyen a la regeneración de la vegetación en los fragmentos y bordes de bosque.

6.2. Hábitos alimenticios

El consumo de cada categoría alimenticia expresada en porcentaje de volumen, es considerada por algunos autores, como más fiable que la frecuencia de ocurrencia (Hansson 1970, Solari 1997).

Philander andersoni presenta una dieta clasificada como insectívora-omnívora según Fonseca et al. (1996) e igualmente es considerada aquí pero con una mayor tendencia insectívora. El alto porcentaje de consumo de Insecta (47.52%); seguido por consumo de restos de plantas (11.98%), se asemeja a la dieta de *Metachirus nudicaudatus*. Los resultados aquí obtenidos vendrían a ser los primeros datos publicados para la especie porque no existen estudios detallados de la dieta de *P. andersoni* (Santori y Astúa de Moraes 2006).

El alto consumo de Chilopoda (23%) después de Insecta en *Philander opossum* es resaltante con respecto a las otras especies estudiadas donde se le encontró en menor porcentaje y comparable a otros estudios realizados en Brasil para otras especies del género donde no se la reporta (Macedo et al. 2009 y Cáceres 2004) excepto en Pellagatti-Franco y Gnaspini (1996); a diferencia del menor consumo de Vertebrata (5.19%) que es contrastante con lo registrado por Cáceres (2004) quien indica que *Philander* consume con mayor frecuencia Vertebrata en comparación a otros marsupiales. *Philander opossum* es también clasificada como insectívora-omnívora en este estudio concordando con Fonseca et al. (1996).

La dieta de *Metachirus nudicaudatus* consiste principalmente de Invertebrata (72.81%) y poco porcentaje de Vertebrata (1.54%) en comparación a otros marsupiales estudiados (e.g. *P. frenatus*) y concordando con los resultados de Cáceres (2004). *M. nudicaudatus* es clasificada como insectívora-omnívora, y concuerda con Fonseca et al. (1996); además, se resalta una marcada tendencia insectívora dado el alto porcentaje encontrado. Según los análisis, la Insecta fue uno de los recursos más consumidos llegando hasta un 67.54% de volumen en la dieta comparado con el resto

de categorías y un porcentaje mucho mayor al resto de las especies de marsupiales estudiadas (Tabla 3). Otros estudios también han reportado que *M. nudicaudatus* es altamente insectívoro (Santori et al. 1995, Freitas et al. 1997, Cáceres 2004) pero en ocasiones consume Vertebrata y frutas (Santori et al. 1995) lo cual es confirmado en esta investigación.

Los resultados encontrados en *Didelphis marsupialis* no concuerdan con lo reportado respecto a la tendencia en el consumo de Vertebrata (aves y mamíferos) en Venezuela (Cordero y Nicolas 1987) porque aquí se encontró que *D. marsupialis* consumió mayor cantidad de Invertebrata (46.91%) en comparación al resto de categorías. Seguidamente estuvo el consumo de restos vegetales, considerando plantas y semillas sumó un 26.9%, mostrando un consumo moderado de vegetales semejante a lo encontrado en la dieta de *D. aurita* que consume mayormente frutos (Casella 2006, Cáceres 2004). *D. marsupialis* es considerada omnívoro generalista, oportunista de frutos y material animal (Charles-Dominique et al. 1981, Leite et al. 1994) y este estudio estaría también apoyando esta afirmación a pesar del tamaño bajo número representativo de muestras.

6.3. Variación trófica en la comunidad de didélfidos

6.3.1. Variación intraespecífica

Dentro de los análisis, Vertebrata fue consumida mayormente por individuos adultos de *Philander andersoni* que por individuos juveniles, aunque sin diferencia significativa estadística, lo encontrado estaría de acorde con las diferencias encontradas entre individuos adultos o subadultos y juveniles de *P. frenatus* (Macedo et al. 2009 y Santori et al. 1997). Por otro lado, *M. nudicaudatus* presentó diferencia en el consumo de la categoría plantas según la edad, donde los individuos jóvenes tienen un mayor consumo en comparación a los adultos ($P = 0.06$, diferencia marginal) y además al considerar solo tres categorías alimenticias se confirmó lo anterior, observándose que los juveniles consumieron mas restos de plantas que los adultos,

posiblemente debido a que los individuos juveniles demandan mayor consumo de alimentos que le proporcionen energía. Por último, se tiene que los resultados obtenidos para *Didelphis marsupialis* no fue posible analizarlos a nivel intraespecífico por el bajo número de muestras colectadas, pero se ha reportado que esta especie presenta diferencias significativas en el consumo de categorías alimenticias en individuos juveniles versus adultos mas no se observan diferencias significativas a nivel de sexo en Venezuela (Codero y Nicolas 1987).

6.3.2. Variación interespecífica

Se encontró que las cuatro especies estudiadas usan los recursos alimenticios disponibles en el bosque como ocurre en otras especies de marsupiales simpátricas e.g. *M. nudicaudatus* y *D. aurita* en Brasil (Freitas 1997). El consumo de Chilopoda por *Philander opossum* presentó diferencias estadísticamente significativas respecto a las otras especies de marsupiales estudiadas, nunca antes mencionado en publicaciones previas; sin embargo, la presencia de Chilopoda se reportó en la dieta de *Philander opossum* (Pellagatti-Franco y Gnaspini 1996). Mientras que, Chilopoda se encuentra presente en la dieta de otras especies de marsupiales en Brasil, *D. aurita* (Santori et al. 1995), *M. nudicaudatus* (Leite et al. 1998), *D. marsupialis* (Cordero y Nicolas 1987).

El alto consumo de Insecta por *M. nudicaudatus* fue mayor ($P = 0.007$) al porcentaje de volumen encontrado en el resto de especies estudiadas, lo cual es consistente con estudios previos (Santori et al. 1995, Freitas 1997 y Cáceres 2004) que mencionan que esta especie es predominantemente insectívora y consume principalmente insectos. *D. marsupialis* no presenta mayores diferencias en el consumo de una u otra categoría en comparación a otras especies del género, lo que estaría en concordancia con Leite et al. (1996) quienes mencionan que *D. marsupialis* se caracteriza como omnívoro.

La co-ocurrencia de estas cuatro especies de marsupiales está entonces facilitada por

suministros adecuados de alimentos y diversidad de recursos alimenticios, particularmente insectos, siendo este último concordante con lo encontrado por Fonseca y Kierulff (1989) y Cáceres (2004).

6.4. Variación por época

El consumo moderadamente alto de Chilopoda por *Philander opossum* en la época húmeda, sería consistente con la mayor abundancia de este recurso (Invertebrata) durante la época húmeda en los bosques lluviosos del Neotrópico (Bergallo y Magnusson 1999) y acorde con Pellagatti-Franco y Gnaspini (1996) quienes encuentran en la época húmeda una moderada frecuencia en el consumo de Chilopoda en la dieta de *Philander opossum*. Por otro lado, el mayor consumo de Vertebrata por *Metachirus nudicaudatus* ($P = 0.09$, marginalmente significativa) en la época seca, no ha sido reportado previamente en la literatura; sin embargo, este resultado es consistente con lo reportado para otra especie de marsupial, *P. opossum*, que se distribuye también en la Amazonia oriental, donde se observó que en la época seca el consumo de Vertebrata se restablece ya que en la época húmeda se da un mayor consumo de frutos que coincide con el periodo de fructificación (Pellagatti-Franco y Gnaspini 1996). En *Didelphis marsupialis* no se encontró diferencias por épocas pero en Cordero y Nicolás (1987) se menciona que en la época seca *D. marsupialis* consume categorías de origen animal y en la época húmeda consume mayormente categorías de origen vegetal, frutos.

6.5. Variación por hábitats

La ausencia de diferencia significativa en el consumo de las diferentes categorías alimenticias entre los diferentes tipos de hábitat bosque, purma y chacra evaluados para *Philander opossum* se puede deber a que esta especie presenta una

dieta omnívora con tendencia insectívora, es decir, no especializada como lo presentó *Metachirus nudicaudatus*. Esto le permitiría escoger diferentes presas dependiendo el hábitat al cual se tenga que adaptar, concordando así con el reciente estudio donde muestran que otras especies de marsupiales del mismo género, como *P. frenatus* (Ceotto et al. 2009) que presenta gran habilidad para adaptarse a modificaciones del hábitat e incluso a escoger una presa diferente; Aparentemente estas especies tienden a equilibrar sus requerimientos de todas partes para satisfacer sus necesidades nutritivas (Ceotto et al. 2009).

6.6. Uso y sobreposición en el uso de recursos

El índice de amplitud de nicho, que indica patrones de uso especialista o generalista para los recursos alimenticios en la dieta, y los índices de sobreposición que señalan el grado de competencia por el uso de recursos alimenticios específicos contribuyen a definir los tipos de dietas que prevalecen en cada especie y las posibles competencias por determinados recursos alimenticios entre las especies. En este contexto *Metachirus nudicaudatus* es el más especialista en comparación a las otras especies en un hábitat tipo bosque. De otro lado, la sobreposición de nicho trófico entre *P. andersoni* y *M. nudicaudatus* es amplia, indicando gran similitud en la dieta y por ende se presume un grado de competencia leve; sin embargo, también puede ser posible que la sobreposición amplia implique el uso compartido y ausencia de competencia por abundancia de recursos (Sale 1974). Por ejemplo en bosques lluviosos se tiene una abundante disponibilidad de presas, e.g. Insecta (Bergallo y Magnusson 1999) como en este estudio, lo cual sustentaría la ausencia de competencia.

La segregación puede ser más efectiva por el tipo de hábitat o microhábitat entre especies de roedores (Meserve 1981, Pizzimenti y de Salle 1980, Solari 1997). Meserve (1981) agrega que lo usual es la separación en el plano horizontal, sin

embargo otros autores (Zegeres y Ha 1981, Leite et al. 1996) encuentran que los hábitos arborícolas pueden segregar a ciertas especies de pequeños mamíferos, usando de manera eficiente tanto el estrato horizontal como también el vertical, estrato arbóreo. Este uso del estrato vertical parecería estar ocurriendo en las especies aquí analizadas, ya que *Philander andersoni*, *P. opossum* y *Didelphis marsupialis* son especies arborícolas-terrestres y *M. nudicaudatus* es principalmente terrestre (Emmons y Feer 1997). Esta estrategia permitiría una mayor regulación de recursos. Además, las diferencias entre microhábitat usado por especies simpátricas (Glanz 1982) sugieren que este sería el mecanismo principal para evitar la competencia de interferencia.

Algunos estudios han sugerido que el tiempo, periodo de actividad, suele ser un factor para segregar especies de gran similaridad, como puede ser las cogenéricas (Bruseo y Barry 1995 en Solari 1997). Sin embargo, la información tomada en campo es insuficiente dado que la revisión de trampas fue cada veinticuatro horas aproximadamente, un rango muy amplio para estimar el tiempo de captura de las especies.

7. CONCLUSIONES

El estudio constituye una primera información detallada la ecología de la dieta de cuatro marsupiales de la familia Didelphidae en Perú. La dieta muestra algunas semejanzas con otros estudios realizado en el Neotrópico.

Philander andersoni, *P. opossum*, *Metachirus nudicaudatus* y *Didelphis marsupialis* usan recursos similares, alimentándose principalmente de Invertebrata, seguido de plantas y Vertebrata.

Philander andersoni, *P. opossum* y *Didelphis marsupialis* presentan una dieta generalista, que se refleja comparativamente en la mayor amplitud del nicho trófico registrada en este estudio.

Philander opossum presenta una dieta más variada respecto de los otros marsupiales evaluados, usando un espectro diverso de Invertebrata, plantas y Vertebrata.

La dieta de *Metachirus nudicaudatus* es predominantemente insectívora, presentando hábitos alimenticios más restrictos que el resto de especies de marsupiales.

Las especies estudiadas son dispersores potenciales de semillas, de importancia para la recuperación y regeneración de los bosques.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BENNETT D.P. y D.A. HUMPHRIES. Introducción a la ecología de campo. Primera edición. España. 1978, p 310.

BORROR D.J., C.A. TRIPLEHORN y N.F. JOHNSON. An introduction to the study of insects. Sixth edition. Philadelphia: Saunders College Publishing. 1989, p 875.

BRUSEO J.A. y R.E. BARRY. Temporal activity of syntopic *Peromyscus* in the Central Appalachians. Journal of Mammalogy. 1995, vol. 76, p. 78-82.

CÁCERES N.C. Food Habits and seed dispersal by the white-eared opossum *Didelphis albiventris* in southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 2002, vol.37, nº 2, p. 97-104.

CÁCERES N.C. Diet of three marsupials (Mammalia, Didelphimorphia) in southern Brazil. Mammalian Biology. 2004, vol. 69, p. 430-433.

CACERES N.C., V.A.O. DITTRICH y E.L.A. MONTEIRO-FILHO. 1999. Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of solanaceous plants ingested by the common opossum (*Didelphis aurita*) in southern Brazil. Revue d'Ecologie Terre et la Vie. 1999, vol. 54, p. 225-234.

CÁCERES N.C. y E.L.A. MONTEIRO-FILHO. 2001. Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a Forest fragment of Southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 2001, vol. 36, p. 85-92.

CARR G.M. y D.W. MACDONALD. 1986. The sociality of solitary foragers: a model

based on resource dispersion. *Animal Behaviour*. 1986, vol. 34, p. 1540–1549.

CARVALHO F.M.V., F.A.S. FERNANDEZ y J.L.NESSIMIAN. 2005. Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mammalian Biology*. 2005, vol. 70, p. 366–375.

CARVALHO F.M.V., P.S. PINHEIRO, F.A.S. FERNANDEZ y J.L. NESSIMIAN. 1999. Diet of small mammals in Atlantic Forest fragments in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências Juiz de Fora*. 1999, vol. 1, p. 91-101.

CASELLA J. 2006. Dieta frugivoria por marsupiais didelphideos en uma floresta estacional semidecidual no parque nacional do Iguaçu, Paraná, Brasil. Tese Mestre. 2006, p 50.

CEOTTO P., R. FINOTTI, R. SANTORI y R. CERQUEIRA. Diet variation of the marsupials *Didelphis aurita* and *Philander frenatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a rural area of Rio de Janeiro state, Brazil. *Mastozoologia neotropical*. 2009, vol.16, nº 1, p. 49-58.

CHARLES-DOMINIQUE, P., M. ATRAMENTOWICZ, M. CHARLES-DOMINIQUE, H. GÉRARD, A. HLADIK, C.M. HLADIK y M.F. PRÉVOST. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*. 1981, vol. 35, p. 341-435.

CORDERO G.A. y R.A. NICOLAS. Feeding habits of the Opossum (*Didelphis marsupialis*) in Northern Venezuela. *Fieldiana, Zoology*. 1987, vol. 39, p. 125-131.

CUNHA A. y M.V. VIEIRA. Support diameter, incline, and vertical movements of four

didelphid marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. *Journal of Zoology*. 2002, vol. 258, p. 419–426.

DORST J. Contribution a l'etude ecologique des rongeurs des haut plateaux peruvians. *Mammalia*. 1958, vol. 22, p. 547-565.

DURANT P. Notes on white-eared opossum *Didelphis albiventris* Lund, 1840 from Merida andes. Venezuela. *Revista Ecologia Latino Americana*. 2002, vol. 9, n° 1, p. 01-07.

EMMONS L.H. y F. FEER. Neotropical rainforest mammals. A field guide. 2nd Ed. Univ. Chicago Press. 1997, p 307.

FLECK D.W. y J.D. HARDER. Ecology of marsupials in two Amazonian rainforests in northeastern Perú. *Journal of Mammalogy*. 1995, vol. 76, p. 809-818.

FONSECA G.A.B. y M.C.M. KIERULFF. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bulletin Florida Museum Natural History*. 1989, vol. 34, p. 99–152.

FONSECA G.A.B., G. HERRMANN, L.R. LEITE, R.A. MITTERMEIER, A.B. RYLANDS y J.L. PATTON. Lista anotada dos mamiferos do Brasil. *Occasional papers in Conservation biology*. 1996, vol. 4, p. 1-38.

FREITAS S.R., D. ASTÚA DE MORAES, R.T. SANTORI y R. CERQUEIRA. Habitat preference and food use by *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a restinga forest at Rio de Janeiro. *Revista Brasileira Biologia*. 1997, vol. 57, n° 1, p. 93-98.

GARDNER A.L. (Ed). Mammals of South America, Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, shrews, and bats. The University of Chicago Press, Chicago. 2008, p 669.

GENTILE R., P.S. D'ANDREA y R. CERQUEIRA. Age structure of two marsupial species in a Brazilian restinga. *Journal of Tropical Ecology*. 1995, vol. 11, p. 679-682.

GLANZ W.E. A adaptive zones of Neotropical mammals: a comparison of some temperate and tropical patterns. p. 95-110 in *Mammalian Biology in South America* (Mares, M. A., and H. H. Genoways, eds.). Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, Pennsylvania, USA. 1982, vol. 6.

HARRIS J.H. Microhabitat segregation in two desert rodents species: the relation of prey availability to diet. *Oecologia*. 1986, vol. 68, p. 417-421

HORN H.S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist*. 1966, vol. 100, p. 419-424.

KREBS C.J. *Ecological Methodology*. Harper & Row, New York, USA. 1989, p 654.

LACHER T.E. y M.A. MARES. The structure of Neotropical mammal communities: an appraisal of current knowledge. *Revista Chilena de Historia Natural*. 1986, vol. 59, p. 121-134.

LEITE Y.L.R., J.R. STALLINGS y L.P. COSTA. Partição de recursos entre espécies simpátricas de marsupiais na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira Biologia*. 1994, vol. 54, p. 525-536.

LEITE Y.L.R., L.P. COSTA y J.R. STALLINGS. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*. 1996, vol. 12, p. 435-440.

MADIGOSKY S.R. y I. VATNICK. Microclimatic characteristics of a primary tropical Amazonian rain forest, ACEER, Iquitos, Peru. *Selbyana*. 2000, vol. 21, p. 165-172.

MAKI S., R. KALLIOLA y K. VUORINEN. Road construction in the Peruvian Amazon: Causes and consequences. *Environmental Conservation*. 2001, vol. 28, p. 199-214.

MARTINS E.G., V. BONATO, H.P. PINHEIRO y S.F. DOS REIS. Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology*. 2006, vol. 269, p. 21-28.

MACEDO L., F.A.S. FERNANDEZ y J.L. NESSIMIAN. Feeding ecology of the marsupial *Philander frenatus* in a fragmented land scape in South eastern Brazil. *Mammalian Biology Zeitschrift fur Saugetierkunde*. 2009, vol. 75. n° 4, p. 01-07.

MESERVE P. L. Trophic relationship among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy*. 1981, vol. 62, p. 304-314.

MILES M. A., A.A. SOUZA y M.M. POVO. Mammals tracking and nest location un Brazilian forest whit an improved spool-and-line device. *Journal of Zoology*. 1981, vol. 195, p. 331-347.

PELLAGATTI-FRANCO F.P. y P. GNASPINI. Use of caves by *Philander* opossum

(Mammalia: Didelphidae) in southeastern Brazil. Papéis Avulsos de Zool. 1996, vol.39, nº 19, p. 351-364.

PIANKA E. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics. 1973, vol. 4, p. 53-74.

PIZZIMENTI J.J. y R. DE SALLE. Dietary and morphometric variation in some peruvian rodent communities: the effect of feeding strategy on evolution. Biological Journal of the Linnean Society. 1980, vol. 13, p. 263-285.

REIG O.A., J.A.W. KIRSCH y L.G. MARSHALL. New conclusions on the relationships of the opossum-like marsupials, with an annotated classification of the Didelphimorphia. Ameghiniana. 1985, vol. 21, p. 335-343.

SALE P.F. Overlap in resource use, and interspecific competition. Oecologia. 1974, vol. 17, p. 245-256.

SANTORI R.T., D. ASTÚA DE MORAES y R. CERQUEIRA. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphoidea) in Southeastern Brazil. Mammalia. 1995. vol.59, nº 4, p. 511-516.

SANTORI R.T., D. ASTÚA DE MORAES, C.E.V. GRELLE y R. CERQUEIRA. Natural diet at a restinga forest and laboratory food preferences of the opossum *Philander frenata* in Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 1997, vol. 32, p. 12-16.

SANTORI R.T. y D. ASTÚA DE MORAES. Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. In: Marsupiais do Brasil: Avanços em Evolução,

Biologia e Ecologia. E.L.A. Monteiro-Filho e N.C. Caceres (Eds.) UFPR. 2006, p. 364.

SILVA S.I. Trophic position of small mammals in Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural*. 2005, vol. 78, p. 589-599.

SMITH R.L. *Elements of Ecology*. Harper & Row, New York. 2da Ed. 1986, p. 677.

SMITH R.L. y T.M. SMITH. *Ecología*. 4ta Edition. Pearson Educación, S.A. Madrid. 2001, p. 642.

SOLARI. S. Relaciones tróficas en una comunidad de roedores altoandinos en el parque Nacional de Manu. Tesis para optar el título de Biólogo con mención en zoología. Facultad de Ciencias Biológicas de la UNMSM. 1997.

SOKAL R.L. y F.J. ROHLF. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume, Madrid. 1979, p. 832.

SUAREZ O.V. Diet and habitat selection of *Oxymycterus rutilans* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalia*. 1994, vol. 58, p. 225-234.

VANSCHAIK R.C., J.W. TERBORGH y S.J. WRIGHT. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1993, vol. 24, p. 353-377.

VÁSQUEZ R.V. Flórmula de las reservas biológicas de Iquitos, Perú. *Monographs in systematic botany*. Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri. 1997, vol. 63, p. 860.

VOSS R.S. y S.A. JANSÁ. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History. 2009, vol. 322, p. 1-177.

WILLIG M.R., S.J. PRESLEY, C.P. BLOCH, C.L. HICE, S.P. YANOVIÁK, M.M. DÍAZ, ARIAS, V. PACHECO y S.C. WEAVER. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: Effects of habitat alteration on abundance. Biotropica. 2007, vol.39, nº 6, p. 737–746.

ZEGERS D.A. y J.C. HA. Niche separation of *Peromyscus leucopus* and *Blarina brevicauda*. Journal of Mammalogy. 1981, vol. 62, p. 199-201.